

FERNANDEZ-LOPEZ S. 1995. Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. [Taphonomy and interpretation of palaeoenvironments],

RÉSUMÉ

Une taphonomie fonctionnelle, une taphonomie évolutive et une taphogéographie devraient être développées en raison de leur importance paléontologique et aussi de leur intérêt pour la stratigraphie séquentielle, la sédimentologie, la paléogéographie et l'analyse des bassins. Dans les analyses et les interprétations taphonomiques on doit distinguer les changements de composition et de structure, les changements du comportement ou de fonction et les modifications évolutives. Pendant la fossilisation apparaissent des représentants de nouveaux groupes taphonomiques, de composition et de structure différentes de celles des éléments biogéniquement produits; ainsi augmente la diversité de l'enregistrement fossile. A chaque étape de la fossilisation persistent les groupes taphonomiques, les taphons, dont les éléments se sont stabilisés, transformés ou répliqués avec une meilleure efficacité dans les étapes antérieures de l'altération taphonomique, et non les éléments produits plus résistants ou ceux qui ont été moins affectés par les facteurs de l'environnement. Pour mettre en évidence des gradients paléoenvironnementaux, on devra considérer des clines taphonomiques, c'est-à-dire des variations spatiales dans les caractères (primaires et secondaires) des représentants du même groupe taphonomique ou des groupes taphonomiques phylétiquement reliés. Pour y arriver, les concepts de succession registratique, de séquence taphonomique et de tapho-enregistrement sont utiles. L'identification des tapho-enregistrements et des séquences taphonomiques sont d'intérêt géologique car ils permettent de mettre en évidence des environnements passés qui n'ont pas laissé d'enregistrement stratigraphique. L'enregistrement fossile et l'enregistrement stratigraphique doivent être considérés comme deux composantes de l'enregistrement géologique, de nature différente et dissociables entre elles.

MOTS-CLÉS : PALÉONTOLOGIE, FOSSILISATION, CONCEPTS, BIOSTRATINOMIE, GRADIENTS TAPHONOMIQUES, ENREGISTREMENT FOSSILE, AMMONITES, APPLICATIONS, SÉQUENCES SÉDIMENTAIRES, FACIÈS, PALÉOENVIRONNEMENTS SÉDIMENTAIRES, ANALYSES PALÉOGÉOGRAPHIQUES, PLATE-FORME EXTERNE CARBONATÉE, CONDENSATION, PALÉOBATHYMETRIE, JURASSIQUE, CHAÎNE IBÉRIQUE.

ABSTRACT

A functional taphonomy, an evolutionary taphonomy and a taphogeography should be developed with regard to their palaeontological importance as well as their interest for sequence stratigraphy, sedimentology, palaeogeography and basin analysis. Within the frame of taphonomic interpretations and analysis, a distinction should be made between compositional and structural changes, functional or behavioral changes, and evolutionary modifications. During the fossilization process representatives of new taphonomic groups are constantly appearing. Components of these taphonomic groups show a different composition and structure from those biogenically produced and increase the diversity of the fossil record. In every fossilization stage, the persisting taphonomic groups, or taphons, will be those whose elements have been stabilized, transformed, or replicated with a higher efficiency in the prior stages, but not the most resistant or those elements less affected by the environmental factors. In order to understand the palaeoenvironmental gradients, it is important to take into account the so-called taphonomic clines. These are the spatial variations shown by the (primary and secondary) features of the components of the same taphonomic group or phylogenetically related taphonomic groups. For that purpose, it is useful to introduce several concepts such as registratic succession, taphonomic sequence and taphorecord. Identifying taphorecords and taphonomic sequences has a special geological interest as they allow the characterization of environments of the past from which there might have not stratigraphical evidence left. The fossil record and the stratigraphical record should be considered as separate components of the geological record showing different nature.

KEY-WORDS : PALAEONTOLOGY, FOSSILIZATION, CONCEPTS, BIOSTRATINOMY, TAPHONOMIC GRADIENTS, FOSSIL RECORD, AMMONITES, APPLICATIONS, SEDIMENTARY SEQUENCES, FACIES, SEDIMENTARY PALAEOENVIRONNEMENTS, PALAEOGEOGRAPHIC ANALYSIS, CARBONATE OUTER PLATFORM, CONDENSATION, PALAEOBATHYMETRY, JURASSIC, IBERIAN RANGE.

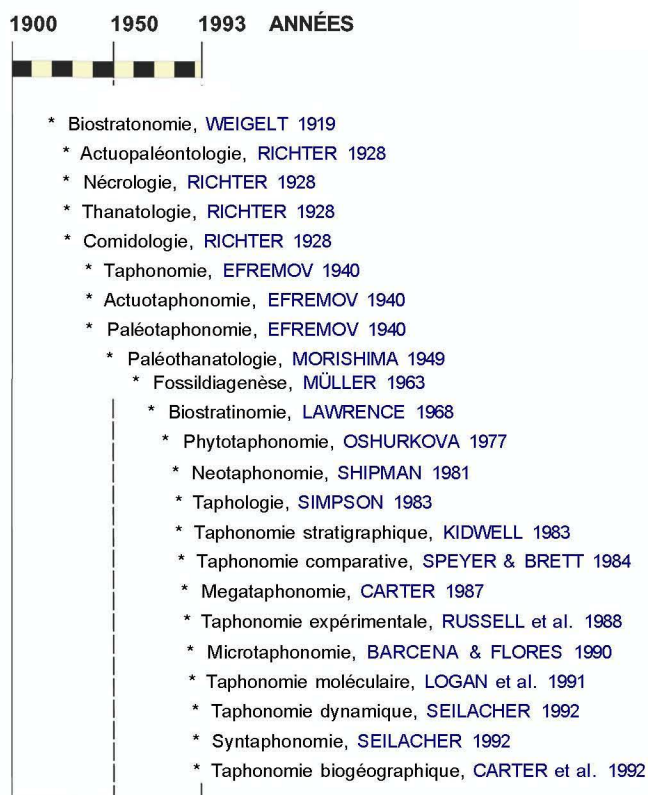


Figure 1 - Disciplines scientifiques intervenant dans l'étude des processus de fossilisation. *Scientific disciplines involved in the study of the fossilization process.*

INTRODUCTION

Taphonomie est le terme le plus utilisé pour désigner la discipline Paléontologique qui étudie les processus de fossilisation (Efremov 1940). Deux domaines plus particuliers de recherche ont été distingués: la biostratinomie et la fossile-diagenèse qui s'intéressent, respectivement, aux étapes précédant et suivant l'enfouissement. Cependant, d'autres disciplines voisines ont été proposées et nommées (Fig. 1). La complexité des idées et des problèmes relatifs à la taphonomie a beaucoup augmenté ces dernières années (cf Müller 1979; Behrensmeyer & Hill 1980; Shipman 1981; Jannin 1983; Association Paléontologique Française 1984; Behrensmeyer & Kidwell 1985; Whittington & Conway Morris 1985; Kidwell & Behrensmeyer 1988; Pinna 1988; Wilson 1988; Schwarcz *et al.* 1989; Briggs & Crowther 1990; Fernandez-Lopez 1990 1992; Allison & Briggs 1991; Donovan 1991; Gall & Grauvogel-Stamm 1992).

Les études taphonomiques ont été réalisées traditionnellement avec des objectifs paléobiologiques

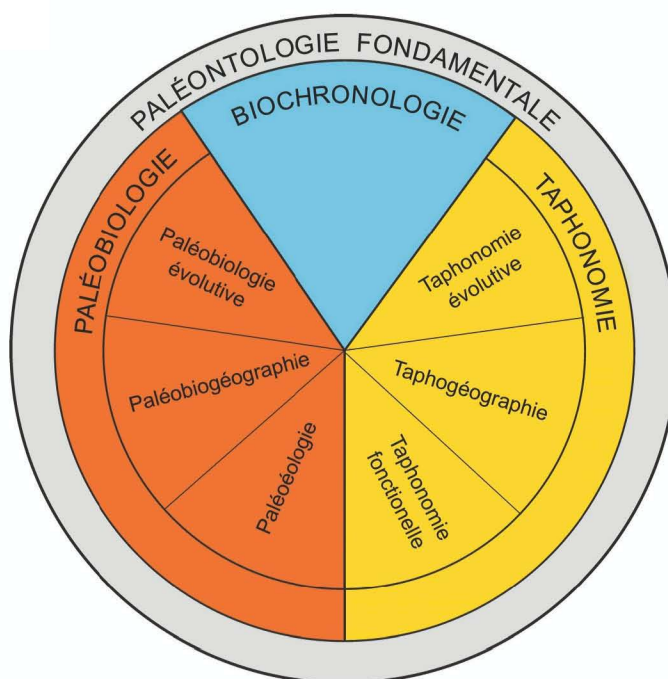


Figure 2 - Schéma des différents sous-systèmes conceptuels de la paléontologie fondamentale prenant en compte une conception systématique et évolutionniste. Les connaissances taphonomico-paléobiologiques, intégrées avec les données biochronologiques, constituent les connaissances d'un niveau maximum de généralité en paléontologie et d'application plus large dans les autres sciences (d'après Fernandez-Lopez 1989). *Scheme displaying the different conceptual sub-systems of basic palaeontology on the grounds of a systemic and evolutionary approach. The palaeobiologic-taphonomic knowledge, integrated with the biochronological data form the palaeontological background of the highest level of generalisation and of widest projection in other sciences (after Fernandez-Lopez 1989).*

pour mettre en évidence les propriétés originales des fossiles, les facteurs de sélection qui sont intervenus pendant la fossilisation et la représentativité de l'enregistrement fossile. Cependant, un intérêt croissant se manifeste pour connaître les mécanismes et les processus d'altération taphonomique et ses implications paléoenvironnementales. Pour atteindre ces objectifs, il paraît convenable de substituer, au point de vue ancien, individualiste et transformiste de la taphonomie, un point de vue nouveau systémique et évolutionniste, de la même façon que cela s'est produit dans le développement historique de la paléobiologie. Les interprétations taphonomico-paléoécologiques, par exemple, ne peuvent pas être valides si les présupposés taphonomiques et paléoécologiques sont incompatibles. Pour des raisons théoriques et méthodologiques, chaque discipline paléobiologique devrait avoir son équivalent taphonomique. Ainsi on peut envisager une taphonomie fonctionnelle, une taphonomie évolutive et une taphogéographie (Fig. 2).

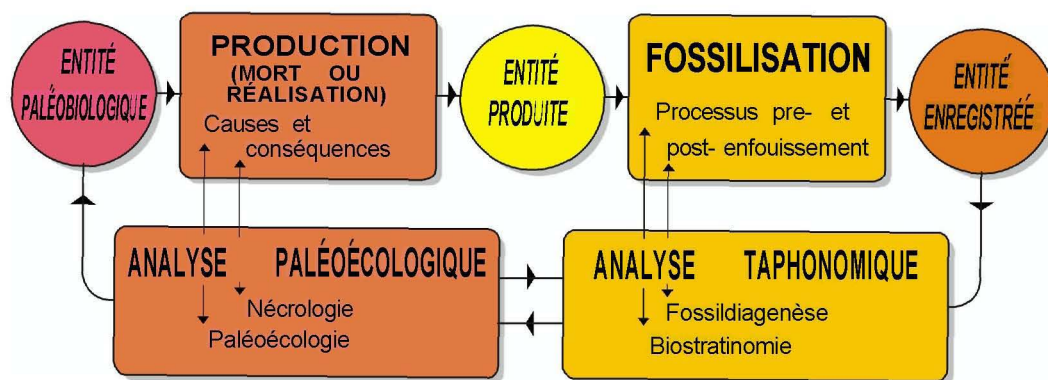


Figure 3 - Diagramme représentant la relation temporelle entre les entités paléobiologiques et les entités taphonomiques ainsi que les relations méthodologiques qui permettent d'interpréter les entités paléobiologiques à partir des entités enregistrées. Les organismes du passé ont produit des éléments taphonomiques au moment de leur mort ou de la réalisation des diverses fonctions (locomotion, digestion, reproduction,...). Les entités enregistrées sont le résultat des processus de fossilisation des entités produites correspondantes. L'interprétation des fossiles, par les analyses taphonomico-paléoécologiques, permet de connaître ces entités paléobiologiques et les processus de production biogénique (d'après Fernandez-Lopez 1989). *Diagram showing the time relationships between palaeobiologic and taphonomic entities as well as the methodological relationships allowing to interpret the palaeobiological entities from the recorded entities. Organisms of the past have produced taphonomic elements at the moment of the death or of the realization of different functions (digestion, locomotion, reproductions,...). Recorded entities are the result of the fossilization processes of the corresponding produced entities. The interpretation of fossils, by means of the taphonomic-palaeoecological analysis, permits recognizing such palaeobiological entities and the process of biogenic production (after Fernandez-Lopez 1989).*

L'objet des études taphonomiques sont les restes ou les signaux taxonomiquement significatifs produits par des entités biologiques du passé. Parmi ces restes ou signaux citons par exemple les cadavres, exuvies, débris d'os, dents, carapaces, spicules, palinomorphes, empreintes, traces, pistes, pelotes de régurgitation, excréments, coprolithes, gastrolithes ou moules des entités paléobiologiques. Tous sont des éléments taphonomiques (produits, conservés ou enregistrés) qui n'ont pas les caractères diagnostiques des entités paléobiologiques comme le métabolisme (Fig. 3). Les fossiles sont les unités élémentaires observables dans l'enregistrement géologique; ces éléments enregistrés ne doivent pas être confondus avec les éléments conservés préexistants ou les entités paléobiologiques qui les ont produits.

Les différents états de conservation des fossiles, ainsi que leur distribution et leur abondance, ont été conditionnés par des facteurs paléobiologiques, des facteurs de production et des facteurs taphonomiques. Les facteurs taphonomiques sont ceux qui ont déterminé la composition et la structure des éléments conservés depuis leur production jusqu'à leur état actuel.

Les fossiles ont subi des modifications dans leur composition, structure et situation spatio-temporelles à cause de l'intervention des différents agents physiques, chimiques et biologiques. Les processus d'altération taphonomique qui causent ces modifications peuvent être groupés dans les catégories suivantes: biodegradation-decomposi-

tion, carbonification, encroûtement, inclusion, remplissage sédimentaire, minéralisation (par cémentation, néomorphisme ou remplacement), abrasion, bioerosion, dissolution, distorsion, nécrocinèse et déplacements fossiles diagénétiques (par réorientation, désarticulation, dispersion, regroupement et remobilisation).

Pendant la fossilisation, les éléments conservés réagissent aux changements de milieu, se transforment, acquièrent de nouveaux états de conservation et s'ajustent aux nouvelles conditions de milieu, ou bien sont détruits quand ces conditions dépassent leur limite de tolérance. Cependant, le concept de facteur taphonomique limitant ne doit pas être réduit aux facteurs physiques, chimiques et biologiques de l'environnement local. Les interactions ou coactions entre les éléments conservés influent aussi sur les processus d'altération taphonomiques. Par exemple, les produits résultant de la biodegradation-decomposition de certains restes organiques sont intervenus comme agents d'altération d'autres restes, pour produire le tannage (action des acides aromatiques libérés par la décomposition de certaines plantes vasculaires, Benoit & Starkey 1968; Brothwell 1987; Voigt 1988; Butterfield 1990), pour agir comme substances toxiques ou antibiotiques (comme la cadavérine ou certains acides organiques, Ladd & Butler 1969; Huang *et al.* 1986; Goodwin & Zeikus 1987), pour modifier le pH et le Eh du milieu ou bien la porosité des sédiments.

—TAPHONOMIE FONCTIONNELLE. FONCTIONS DES ÉLÉMENTS CONSERVÉS.

Un élément conservé peut persister et donner lieu à des signaux multiples de son existence s'il effectue efficacement certaines fonctions qui sont régulées par des facteurs intrinsèques (composition et structure) et extrinsèques (environnement externe). Ces fonctions ou activités sont la stabilisation, la transformation et la réplication.

La *stabilisation* des éléments conservés, ou le maintien de sa composition et de sa structure quand ils sont soumis à des changements environnementaux, peut s'obtenir par : 1) la réalisation de nouvelles activités ou 2) l'acquisition de nouveaux caractères structuraux.

On peut citer, comme exemple de stabilisation taphonomique par la réalisation de nouvelles activités, les débris de squelette, constitués par une calcite fortement magnésienne, qui se stabilisent en perdant leur magnésium quand ils se trouvent encore à un stade biostratinomique précoce (Brand 1989; Canfield & Raiswell 1991b). Les parois cellulaires de débris végétaux ou des cuticules d'arthropodes peuvent se stabiliser pendant la biodégradation parce que certains constituants et l'acide mosilicique du milieu interagissent (Leo & Barghoon 1976; Carson 1991). Les processus de réorientation biostratinomique par lesquels les éléments conservés trouvent des positions mécaniquement plus stables (Futterer 1978), ou bien les processus de regroupement qui augmentent la concentration des éléments (Seilacher 1979; Curto 1986; Poplin 1986; Andrews 1990; Maeda 1990; Fernandez Jalvo & Andrews 1992), peuvent diminuer ou inhiber l'influence de certains agents destructifs pendant les processus de biodégradation, abrasion, dissolution ou bioérosion.

Les éléments conservés peuvent aussi maintenir leur composition et leur structure par l'acquisition de nouveaux caractères structuraux. Ainsi, les cas de recristallisation ou néomorphisme dans lesquels apparaissent de nouveaux constituants minéraux thermodynamiquement plus stables sans changement de la composition chimique des éléments conservés (Lawrence 1979; Maliva & Dickson 1992). Les carapaces des échinodermes peuvent se stabiliser par recristallisation de la microstructure originale poreuse et la croissance syntaxiale des cristaux entre les sutures des plaques (Smith 1984; Kidwell & Baumiller 1990). La perminéralisation précoce des tissus par la pyrite, la calcite, ou des minéraux du groupe de l'apatite, ont contribué à la stabilisation de nombreux débris organiques (Pinna 1985; Allison 1988; Martill *et al.* 1992). Le développement des enveloppes micritiques, des voiles microbiens ou des encroûtements (Bathurst 1966; Keupp 1977;

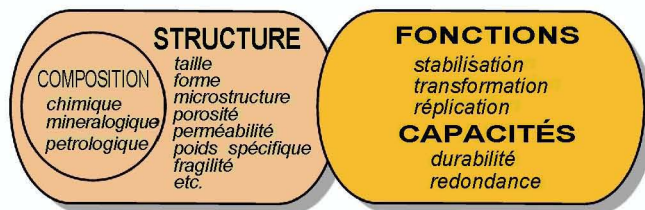


Figure 4 - Caractères des éléments conservés. *Characters of preserved elements.*

Spicer 1977; Gall *et al.* 1985; Garcia *et al.* 1989; Gall 1990; Pedley 1992), ainsi que la formation des concrétions et inclusions autour des débris (Gaillard 1983; Baird *et al.* 1985; Müller 1985) ont aussi amorti ou inhibé, dans d'autres cas, l'influence de certains agents d'altération.

Pendant les processus de transformation, les éléments conservés ont subi des modifications dans leurs caractères structuraux (taille, forme, microstructure, porosité, perméabilité, poids spécifique, rigidité, fragilité, résistance mécanique, etc.). Ces transformations leur ont donné de nouvelles valeurs de durabilité (capacité de persistance) et de redondance (capacité de produire de nouveaux éléments conservés, Fig. 4). Les éléments transformés peuvent avoir des valeurs plus fortes de durabilité et de redondance que dans les étapes antérieures. Ainsi, le degré de cristallinité et la résistance des débris phosphatés augmente pendant les premières phases d'altération lorsque les composés minéraux du groupe de l'apatite, à basse teneur en fluor ($F < 1\%$), se transforment en espèces plus riches en fluor (Lucas & Prévost 1991).

Pendant la fossilisation, de nouveaux éléments conservés peuvent se former par *réplication*, simple ou multiple. Quelques exemples de réplication simple sont les perminéralisations en calcite, silice ou phosphates (Stein 1982; Scott & Rex 1985; Martill 1988, 1990; Vachard & Beckary 1989; Carillon 1991) ; la céméntation par la calcite, la silice ou la pyrite de certains restes (Hudson 1982; Liljedahl 1985; Bjerreskov 1991; Canfield & Raiswell 1991a) ; certaines empreintes des encroûtements (Rohr & Boucot 1989; Taylor 1990); les pseudomorphoses par remplissage sédimentaire de cavités d'inclusions (Boyd & Newell 1972; Fernandez-Lopez & Gomez 1990c); ainsi que les moules internes concrétionnels (Düringer 1982; Krajewsky 1984; Weitschat 1986). Les éléments conservés qui ont acquis une composition et une structure différentes de celles des éléments produits originellement doivent être considérés comme des répliques, comme de nou-

FACTEURS D'ALTÉRATION des éléments conservés:



RÉSULTATS:

- 1) Augmentation de la variabilité de chaque groupe taphonomique.
- 2) Formation de nouveaux groupes taphonomiques, de nouveaux taphons.

Figure 5 - La composition et la structure des entités conservées ou l'environnement externe sont des facteurs sélectifs pendant la fossilisation. Cependant, les propriétés fonctionnelles des éléments conservés influent aussi dans leur conservation différentielle. Pendant la fossilisation sont apparus des représentants de nouveaux groupes taphonomiques, de composition et de structures différentes de celle des éléments biogéniquement produits, qui augmentent la diversité de l'enregistrement fossile. *The composition and structure of preserved entities or the external environment are selective factors during the fossilization process. However, the functional features of preserved elements have also influenced their differential preservation. During the fossilization process, there appear representatives of new taphonomic groups, showing different composition and structure from those of the biogenically produced elements, increasing the diversity of the fossil record.*

velles entités, et non comme des transformations. Ainsi, les restes constitués par la pyrofusinite sont des répliques de restes végétaux originels pouvant atteindre une flotabilité positive et être transportés à grande distance, et qui possèdent une plus grande durabilité face à la biodégradation que les restes carbonés d'autres types (Jones & Chaloner 1991). La réplication précoce des restes organiques, même s'ils ont été rapidement détruit après leur production biogénique, a permis la persistance de leurs groupes taphonomiques dans l'enregistrement fossile. Comme exemples de réplication multiple, on peut citer les processus de désarticulation ou de fragmentation qui produisent plusieurs éléments conservés à partir d'un même exemplaire.

Pour interpréter la conservation différentielle des fossiles, ainsi que leur distribution et abondance, il est nécessaire de prendre en compte non seulement les propriétés originelles et les conditions environnementales auxquelles ils ont été soumis, mais aussi leurs propriétés fonctionnelles pendant les processus de fossilisation (Fig. 5). L'importance de ces propriétés fonctionnelles réside : 1) dans l'augmentation de la variabilité des caractères des représentants de chaque groupe taphonomique et 2) dans la formation d'éléments de différentes composition et structure, de représentants de nouveaux groupes taphonomiques, de nouveaux taphons qui possèdent de plus grandes durabilité, redondance et, par conséquent, une meilleure efficacité taphonomique (Fernandez-Lo-

pez 1991b). Les coquilles et les moules internes concrétionnels, ainsi que les restes végétaux originels et les restes constitués par la pyrofusinite, représentent des taphons différents.

TAPHONOMIE ÉVOLUTIVE. APPARITION DE NOUVEAUX GROU- PES TAPHONOMIQUES

Dans les analyses et interprétations taphonomiques, on devrait distinguer les changements de composition et de structure, les changements du comportement ou de fonction et les modifications évolutives. A chaque étape de la fossilisation persistent les groupes taphonomiques, les taphons, dont les éléments se sont stabilisés, transformés ou répliqués avec une meilleure efficacité dans les étapes antérieures de l'altération taphonomique, et non les éléments produits plus résistants ou ceux qui ont été moins affectés par les facteurs de l'environnement. La fossilisation n'est pas un processus paléobiologique de destruction sélective, mais un processus taphonomique qui donne lieu à des nouvelles entités et pendant lequel augmente la diversité de l'enregistrement fossile.

De la même façon qu'on admet l'existence d'entités paléobiologiques de différents niveaux d'organisation (organismes, populations, communautés,...) on devrait considérer l'existence d'entités taphonomiques de différents niveaux d'organisation (Fig. 6).

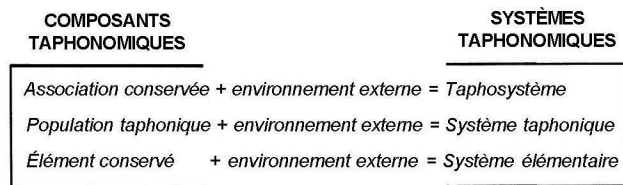


Figure 6 - Composants des divers niveaux d'organisation de la hiérarchie taphonomique, depuis les éléments conservés jusqu'aux associations et leurs systèmes taphonomiques correspondants (d'après Fernandez-Lopez 1989). *Components of the successive organization levels of the taphonomic hierarchy, from preserved elements up to associations, and their corresponding taphonomic systems (after Fernandez-Lopez 1989).*

Les interactions ou coactions entre éléments conservés ont influé aussi sur la composition et la structure des associations. Par exemple, pendant l'altération taphonomique, la densité régionale d'une association (nombre d'éléments conservés par unité de surface ou volume dans une région) est un facteur limitant de sa distribution géographique si elle atteint une valeur trop forte ou trop faible. Une augmentation de la concentration des restes organiques peut réduire localement la concentration d'oxygène disponible et inhiber les processus de biodegradation aérobie (Alison & Briggs 1991). Une plus grande concentration de débris de squelette augmente le degré de cohésion et la perméabilité du sédiment, rend difficile l'activité des macroorganismes bioturbateurs et peut favoriser la minéralisation différen-

tielle des éléments regroupés d'une association conservée (Kidwell & Jablonski 1983).

Une association-conservée n'est pas un lot de restes ou de débris se trouvant simplement ensemble. Les associations doivent être considérées comme des groupes d'éléments conservés qui interagissent entre eux et influent, ou sont influencés, par l'environnement externe. Chaque association a une taille (nombre d'éléments qui la composent), une diversité et une équitabilité, une distribution géographique et une structure temporelle concrètes. Par conséquent, les associations sont des entités, des ensembles intégrés d'une organisation différente de celle des éléments conservés, qui se distinguent par leur composition, structure et genèse (Fernandez-Lopez 1989).

Les facteurs environnementaux déterminent diverses modifications sur les entités conservées de chaque niveau d'organisation. Par exemple, la dispersion des éléments conservés peut modifier la situation, la position mécanique, l'orientation et le degré de remobilisation. Mais elle peut aussi changer la distribution géographique, le mode de groupement, l'abondance, la concentration et les proportions des représentants de chaque groupe taphonomique, ainsi que modifier la composition et la structure des associations conservées. Pendant les processus de dispersion qui séparent et disséminent certains composants ou éléments, les représentants de certains groupes taphonomiques ont été détruits alors que d'autres vont occuper

PLANCHE 1

Des critères pour identifier les moules concrétionnels réélaborés d'ammonites (c'est-à-dire, moules qui ont été exhumés et déplacés avant leur enfouissement définitif) : (CR) plusieurs phases de cimentation et remplissage sédimentaire ; (DP) différences pétrographiques entre le remplissage sédimentaire et la roche ; (DS) discontinuité structurale entre le remplissage sédimentaire et la roche ; (EF) encroûtement ferrugineux ; (FE) facette ellipsoïdale d'abrasion dans le dernier tiers de spire conservée ; (FT) facette de troncature ; (RE) reste d'organismes encroûtants ; (RG) remplissage géotrope sur un moule renversé ; (SA) sillon annulaire d'abrasion ; (SD) surface de désarticulation ; (SF) surface de fracture ; (TB) traces de bioérosion. *Some criteria to identify the reelaborated concretionary moulds of ammonites (i. e., moulds which have been exhumed and moved before their final burial) : (CR) several phases of cementation and sedimentary filling ; (DP) petrographic differences between the filling and the enclosing sedimentary rock ; (DS) structural discontinuity between the sedimentary filling and the enclosing sedimentary rock ; (EF) coating by iron-crusts ; (FE) ellipsoidal abrasion facet on the last third of the preserved whorl ; (RE) remains of encrusting organisms ; (RG) inverted geopetal filling ; (SA) annular abrasion furrow ; (SD) disarticulation surface ; (SF) fracture surface ; (ST) truncational facet ; (TB) traces of bioerosion.*

Fig. 1 - *Macrocephalites* sp., Callovien inférieur (Moscardón, Teruel, 3M166/8) 1a x 1, 1b x 4. *Lower Callovian.*

Fig. 2 - *Welschia* sp., Aalénien Moyen (Ribarroja, Valencia, 9RB32/6) x 1. *Middle Aalenian.*

Fig. 3 - *Brasilia* sp., Aalénien Moyen (La Hontanilla, Teruel, 4BH1/66) x3. *Middle Aalenian.*

Fig. 4 - *Holcophylloceras* sp., Callovien (Segorbe, Castellón, 2SG150/2) x 2. *Callovian.*

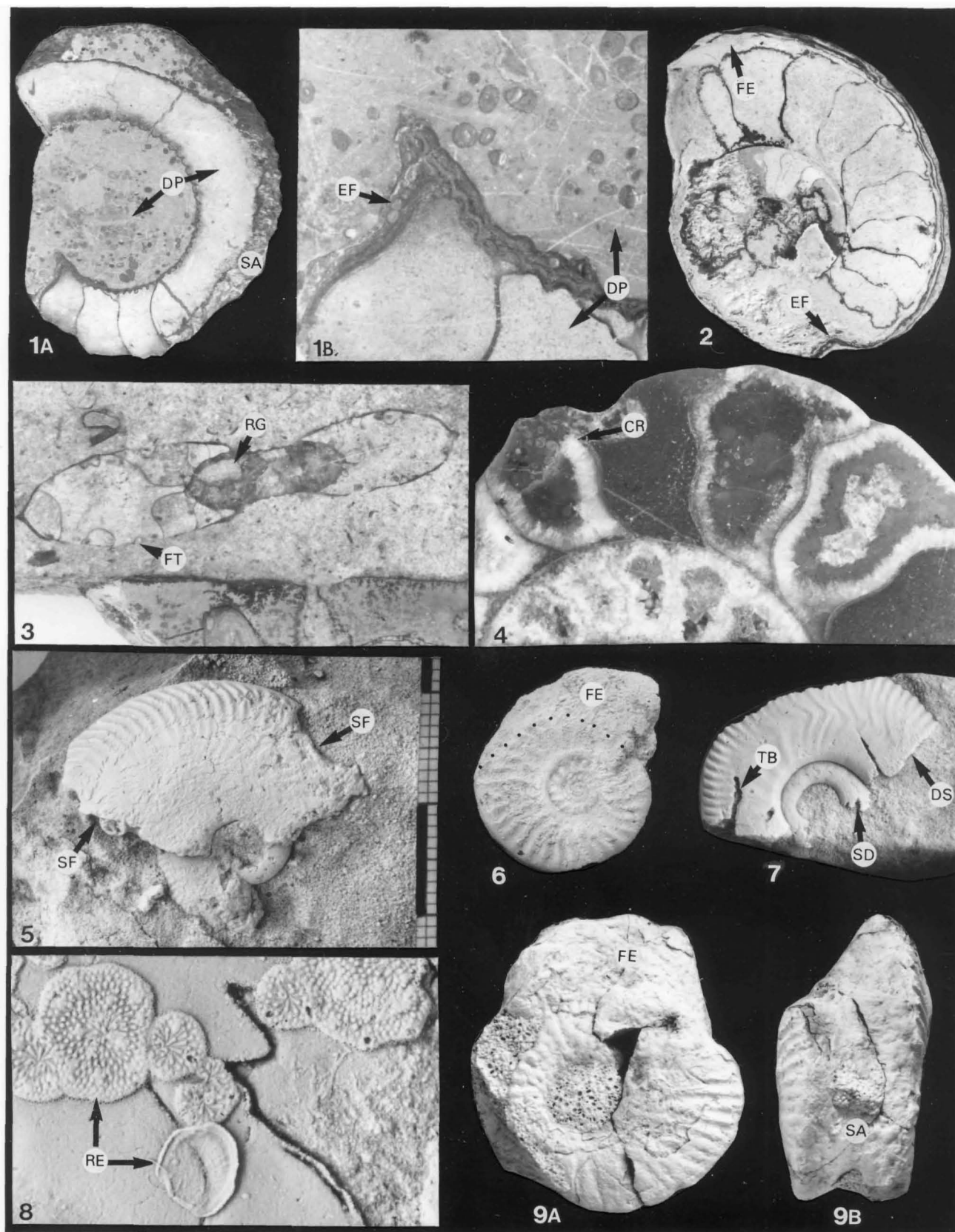
Fig. 5 - *Oppelia* sp., Bajocien supérieur (San Blas, Teruel, 8EB64/8) x 2. *Upper Bajocian.*

Fig. 6 - *Ludwigella* sp., Aalénien Supérieur (Pinilla del Campo, Soria, 4PV/5) x 1. *Upper Aalenian.*

Fig. 7 - *Oecotraustes* sp., Bajocien Supérieur (San Blas, Teruel, 2EB55/1) x 2. *Upper Bajocian.*

Fig. 8 - *Bouleiceras* sp., bryozoaires et valve d'huître, Toarcien (Entrambasaguas, Teruel, 2EB10/1) x 4. *Bryozoans and oyster valve, Toarcian.*

Fig. 9 - *Macrocephalites* sp., Callovien inférieur (Moscardón, Teruel, 3M166/4) x 1. *Lower Callovian.*



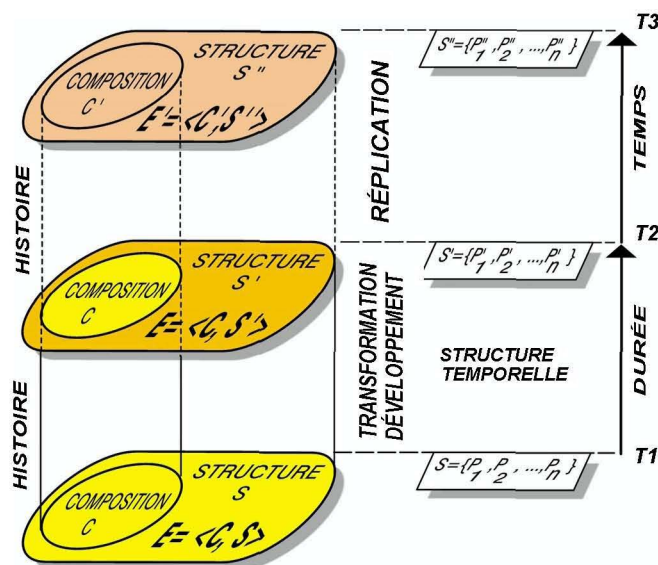


Figure 7 - Chaque entité taphonomique (E) qui persiste pendant un interval temporel à une composition (C), une structure (S), une durée et une histoire. Lorsqu'il y a changement de ses propriétés structurales (P1, P2, ... Pn), l'entité taphonomique subit une transformation ou un développement et elle acquiert aussi une structure temporelle. Les tendances des transformations subies par les représentants de chaque groupe taphonomique permettent de caractériser son mode de développement. Lorsque un élément conservé acquiert une composition (C) et une structure (S'') différentes de celles de l'élément produit originellement, il doit être considéré comme une réplique, comme une nouvelle entité (E') et non comme une transformation. *Every taphonomic entity (E) persisting during a certain time has a composition (C), a structure (S), a duration and a history. If a change in their structural features would happen (P1, P2, ... Pn) the taphonomic entity would undergo a transformation or a development and would acquire a temporal structure. The trends in the transformations undergone by the representatives of each taphonomic group allow characterizing their way of development. When a preserved element acquires a composition (C) and a structure (S'') different from those of the originally produced element, it must be considered as a replica, a new entity (E') but not as a transformation.*

de nouvelles aires et environnements qui favoriseront la persistance de leurs groupes taphonomiques.

L'évolution taphonomique n'est pas synonyme d'existence historique, de transformation ou de développement (Fig. 7). Avoir une évolution taphonomique suppose qu'on a, non seulement une existence historique, une structure temporelle et des composants transformés, mais aussi des descendants modifiés. En conséquence, les éléments conservés n'ont pu avoir une évolution mais certains groupes taphonomiques ont subi des modifications évolutives et ont donné lieu à de nouveaux groupes taphonomiques, de composition et de structure différentes qui possèdent une conservabilité différente (Fernandez-Lopez 1991b).

La prise en compte de l'évolution taphonomique permet d'expliquer la persistance de certains restes dans des conditions environnementales qui ont dépassé les limites de tolérance des éléments biogéniquement produits. Par exemple, dans le Bassin Ibérique pendant le Jurassique Moyen, certains moules concrétionnels réélaborés d'ammonites ont persisté dans des conditions sub-aériennes, hors des limites de tolérance des coquilles aragonitiques, et ils ont formé même des groupements locaux avant d'être définitivement enfouis (Pl. 1; Fernandez-Lopez 1985; Fernandez-Lopez & Gomez 1990b).

Du point de vue systémique et évolutionniste, il est possible que quelques éléments conservés aient pu maintenir leur composition et leur structure originelle, mais leur intégration fonctionnelle et leur éventuelle "filiation" évolutive peuvent être aussi envisagée.

TAPHOGÉOGRAPHIE. GRADIENTS ET CLINES TAPHONOMIQUES

Les caractères secondaires des fossiles, acquis pendant l'altération taphonomique, permet d'établir des estimations relatives des conditions paléoenvironnementales auxquelles ils ont été soumis pendant les premières phases de la fossilisation : température, salinité, pH et Eh à l'interface eau/sédiment, pression hydrostatique, turbulence, direction et sens des courants, apport de sédiments, contenu en matière organique et degré de consolidation du substratum, etc.

Les variations géographiques des facteurs environnementaux ont donné lieu à des variations géographiques dans les caractères secondaires des éléments conservés, à des *gradients taphonomiques* (Schäfer 1972; Fürsich & Heinberg 1983; Kidwell *et al.* 1986; Norris 1986; Martin & Liddell 1989; Kidwell 1991; Fürsich & Oschmann 1993). Par exemple, l'énergie hydrodynamique (ou turbulence) est un facteur taphonomique important dans les environnements aquatiques parce qu'elle réduit la probabilité d'enfouissement des restes et tend à augmenter la durée et l'intensité des processus d'altération biostratigraphique. Les gradients positifs dans les degrés de biodegradation-décomposition, encroûtement, remplissage sédimentaire, abrasion, bioérosion, fragmentation, réorientation, désarticulation, dispersion, regroupement et remobilisation indiquent l'augmentation de l'énergie hydrodynamique de l'environnement, souvent associé à l'accroissement du degré d'oxygénation et à la décroissance de la profondeur (Fig. 8 ; Fernandez-Lopez 1983, 1985, 1987a; Fernandez-Lopez & Gomez 1990c).

PALÉOENVIRONNEMENTS SÉDIMENTAIRES

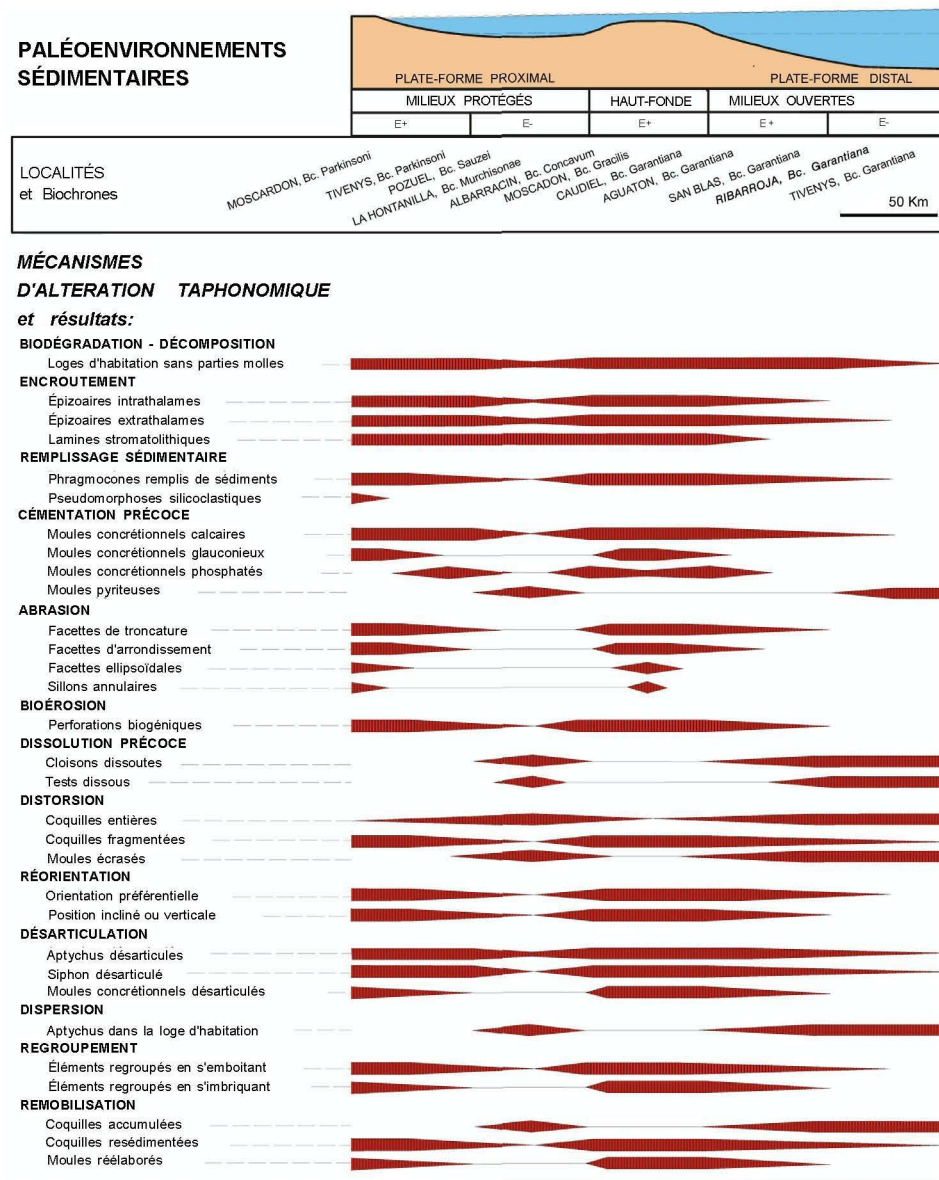


Figure 8 - Gradients taphonomiques développés dans les environnements de plate-forme externe et observables sur certains caractères des ammonites du Jurassique Moyen de la Chaîne Ibérique. *Taphonomic gradients developed in the outer shelf environments and observed on certain features of Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range.*

Les différents degrés d'altération taphonomique que présentent les fossiles permettent de distinguer différents types de couches fossilifères et de reconnaître ainsi des unités stratigraphiques, des tapho-faciès, dans une série sédimentaire ou dans un bassin (Speyer & Brett 1988, 1991; Brandt 1989; Davis *et al.* 1989; Meldahl & Flessa 1990).

Certains caractères secondaires des fossiles indiquent les conditions paléoenvironnementales et paléogéographiques de façon très précise. Par exemple, les facettes ombonales de certains lamellibranches (Müller 1979), les facettes ellipsoïdales d'abrasion dans le dernier tiers de spire conservée et les sillons annulaires d'abrasion des moules internes réélaborés des ammonites (Fernandez-Lopez 1985) sont typiques des environne-

ments intertidaux, tandis que les traces d'implosion présentées par des coquilles de céphalopodes indiquent des environnements marins profonds (Westermann 1985; Hewitt 1988).

Outre les variations latérales de chaque association conservée, conséquences des facteurs environnementaux locaux, il y a des variations entre les associations, liées aux variations géographiques des environnements. Par exemple, dans les dépôts du Jurassique Moyen de la Chaîne Ibérique, certaines différences entre les diverses associations enregistrées d'ammonites sont le résultat de réponses taphonomiques et paléoécologiques aux conditions bathymétriques du bassin. La distribution des fréquences de taille pour les éléments conservés de chaque genre permet de distinguer trois types de populations taphonomiques

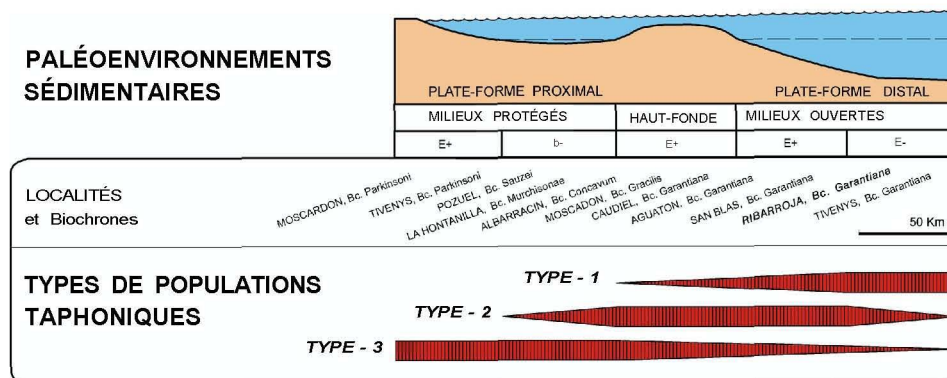


Figure 9 - Types de populations-taphoniques développées dans les environnements de plate-forme externe et observables sur les ammonites du Jurassique Moyen de la Chaîne Ibérique. *Types of taphonomic-populations developed in the outer shelf environments and observed on Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range.*

CARACTÈRES POUR LES ÉLÉMENTS CONSERVÉS CORRESPONDANT À CHAQUE GENRE

	TYPE - 3	TYPE - 2	TYPE - 1
DISTRIBUTION DE FRÉQUENCE DE TAILLE	uni- ou polymodale asymétrique avec biais négative	unimodale normale avec élevée kurtosis	unimodale asymétrique avec biais positive
COQUILLES DES INDIVIDUES JEUNES	absentes	fortuites	prédominantes
COQUILLES DES INDIVIDUES ADULTES	prédominantes	fréquentes	fortuites
RAPPORT $\frac{\text{NOMBRE DE MICROCONCHES}}{\text{NOMBRE DE MACROCONCHES}}$	~0	basse	élevée
RAPPORT $\frac{\text{NOMBRE D'ÉLÉMENTS CONSERVÉS}}{\text{NOMBRE D'ESPÈCES}}$	~1	variable	élevée
DIVERSITÉ DU GENRE	plurisécifique	mono- ou plurisécifique	monosécifique

(Fig. 9). Dans les dépôts des milieux protégés prédominent les populations du type-3. La majorité des éléments enregistrés dans ces associations doit correspondre à des coquilles flottées à partir d'autres aires marines, d'environnements plus ouverts, profonds et stables. Les populations taphonomiques du type-2 sont le résultat de nécrocénose régionale et/ou d'immigration locale sans colonisation. Dans les dépôts des milieux ouverts, propres au développement ontogénétique des ammonites, dominent les populations taphonomiques du type-1 (Fernandez-Lopez & Moutere 1985; Fernandez-Lopez 1987a; Fernandez-Lopez & Gomez 1990a).

Il y a aussi des variations entre les représentants de chaque groupe taphonomique, liées aux variations géographiques des environnements. Dans chaque élément conservé on peut distinguer les caractères primaires, ou originaux, et les caractères secondaires qui résultent de l'altération taphonomique. Cependant, les variations environnementales n'induisent pas de variations des caractères isolés (par exemple une augmentation du degré de fragmentation des bioclastes) mais des variations dans l'ensemble des caractères de chaque élément conservé. Les variations géographiques dans les états de conservation des éléments, les gradients taphonomiques, ne résultent pas seulement des variations des facteurs de l'environnement local, mais aussi des variations dans

leur composition, structure et comportement. Pour mettre en évidence des gradients paléoenvironnementaux on devra considérer des *clines taphonomiques*, c'est-à-dire des variations spatiales dans les caractères (primaires et secondaires) des représentants du même groupe taphonomique ou des groupes taphonomiques phylétiquement reliés.

Un exemple de cline taphonomique est la variation dans l'état de conservation que présentent souvent les restes d'ammonites dans les sédiments carbonates des plates-formes (Fig. 10). Les sédiments d'environnements subtidaux de basse énergie contiennent des coquilles accumulées ou resédimentées, sans traces d'abrasion, leur chambre d'habitation n'est remplie que partiellement de sédiments et leur épaisseur est réduite à quelques millimètres par compression syndiagénétique. Vers les aires d'environnement plus turbulentes et moins profondes, même inter- ou supratidaux, disparaissent les éléments accumulés et sont de plus en plus fréquents les moules concrétionnels réélaborés, sans traces de compression syndiagénétique, qui ont pu acquérir diverses surfaces d'abrasion (des facettes de troncature ou d'arrondissement jusqu'aux facettes ellipsoïdales dans le dernier tiers de spire conservée et sillons annulaires) en raison des conditions bathymétriques auxquelles ils ont été soumis.

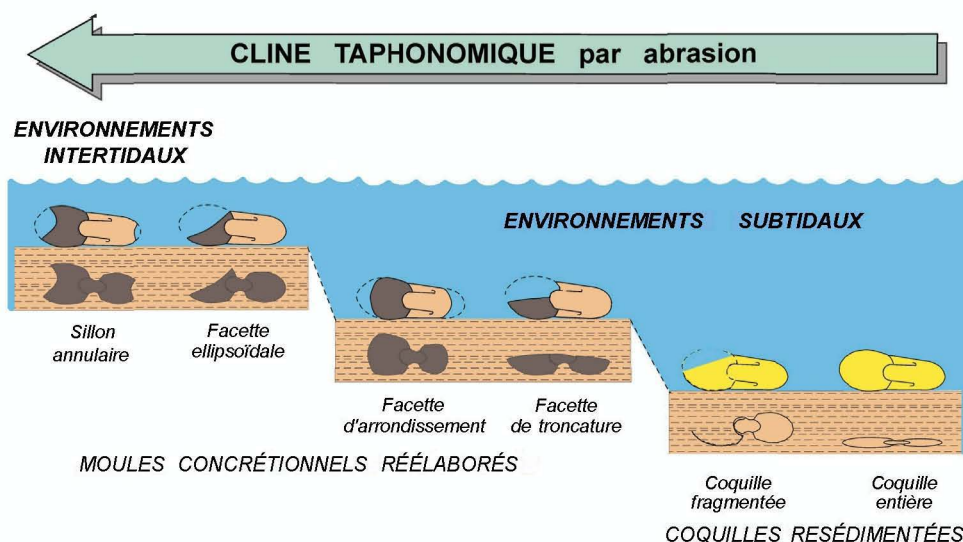


Figure 10 - Exemple de cline taphonomique par abrasion, développé dans les environnements de plate-forme externe sur les ammonites du Jurassique Moyen de la Chaîne Ibérique. A case of taphonomic cline developed in the outer shelf environments on Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range.

SUCCESION STRATIGRAPHIQUE

SUCCESION REGISTRATIQUE

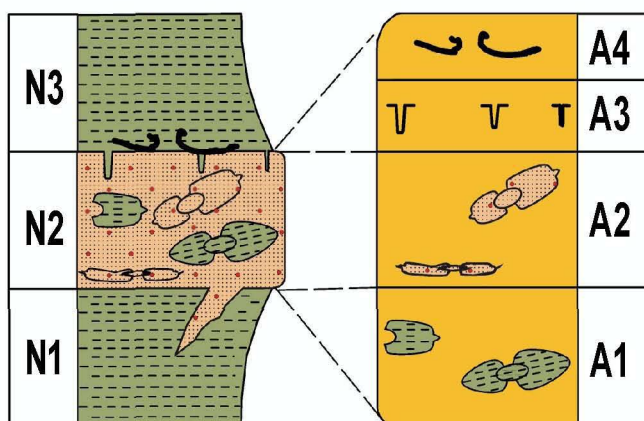


Figure 11 - Exemple de succession régistratique. En tenant compte de l'état de conservation des fossiles de la couche N2, on peut distinguer une succession régistratique locale, constituée par les associations successives A1, A2, A3 et A4. Les fossiles de l'association A1 sont réélaborés (c'est-à-dire ont été exhumés et déplacés avant leur enfouissement définitif) et ils sont plus anciens que le niveau N2. Les fossiles de l'association A2 (qui sont resédimentés, c'est-à-dire ont été déplacés sur le substratum avant leur enfouissement) et le niveau N2 sont contemporains. Les fossiles des associations A3 et A4, accumulés dans le niveau N2, sont plus récents que l'épisode de sédimentation. De la même façon que les colonnes stratigraphiques représentent des successions stratigraphiques, les colonnes registratiques représentent des successions registratiques. La superposition des strates est une relation asymétrique et transitive basée sur leurs temps respectifs de sédimentation et de formation ; analogiquement la succession des associations enregistrées est une relation asymétrique et transitive basée sur leurs temps respectifs de production biogénique et de fossilisation (d'après Fernandez-Lopez & Gomez 1990b).

LES DONNÉES TAPHONOMIQUES ET L'INTERPRÉTATION DES PALÉOENVIRONNEMENTS SÉDIMENTAIRES

Certains facteurs de l'environnement, comme l'apport de sédiments et la turbulence, ont influencé de manière significative aussi bien la dynamique de la sédimentation que la distribution, l'abondance et l'état de conservation des fossiles. En tenant compte des caractères des associations enregistrées successives, il est possible de mettre en évidence la polarité des séquences sédimentaires, la présence des discontinuités stratigraphiques, les conditions et les variations paléogéographiques, la nature, fréquence et intensité des événements de turbulence, les variations dans les taux et les vitesses de sédimentation, les degrés de condensation stratigraphique et sédimentaire, la progradation ou l'aggradation des sédiments et les tendances transgressives ou régressives dans les bassins sédimentaires (Seilacher 1973, 1992;

A case of registratic succession. Taking into account the preservation state of fossils from bed N2 it is possible to distinguish a local registratic succession formed by the successive associations A1, A2, A3 and A4. Fossils from associations A1 are re-laborated (i. e. which have been exhumed and moved before their final burial) and they are more ancient than the containing level N2. Fossils from association A2 (which are resedimented, i. e., which have been moved on the substratum before their burial) are contemporaneous with the containing level N2. Accumulated fossils, in the case of associations A3 and A4, are more recent than the sedimentary episode. In a same way as the registratic logs represent stratigraphic successions, registratic logs represent successions. The relationship of superposition of strata is an asymmetric and transitive relationship based on their respective times of sedimentation and development. Similarly, the succession of recorded associations is an asymmetric and transitive relationship based on the respective times of biogenic production and fossilization (after Fernandez-Lopez & Gomez 1990b).

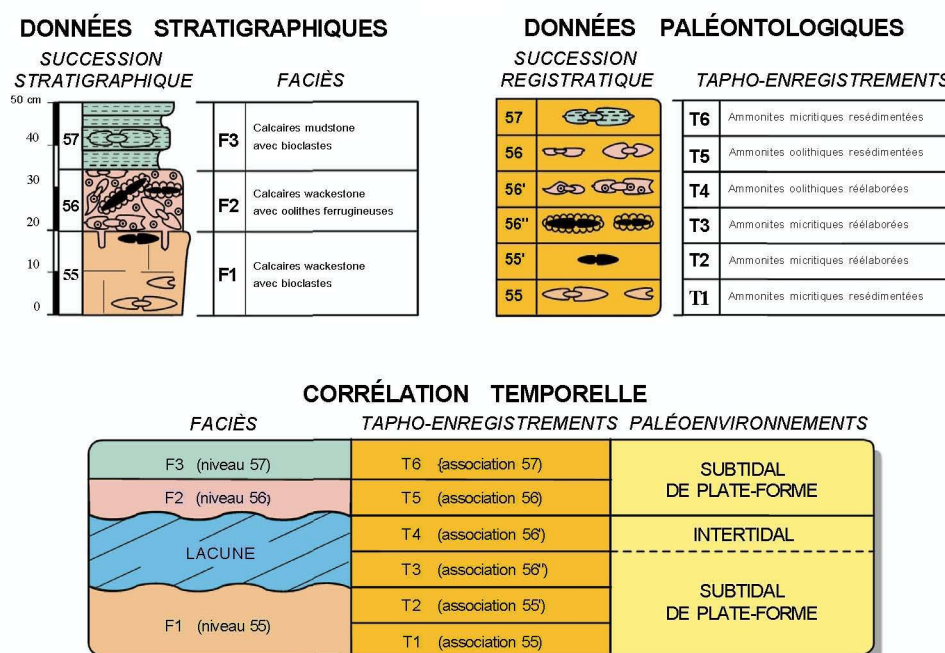


Figure 12 - Exemple de la différence entre faciès et tapho-enregistrements. Les données stratigraphiques correspondent à la limite entre deux séquences de comblement. Le niveau basai de la séquence supérieure (niveau 56) est un calcaire wackestone avec oolites ferrugineuses (faciès F2) superposé à des calcaires wackestones avec bioclastes (niveau 55, faciès F1) et recouvert par des calcaires mudstone avec bioclastes (niveau 57, faciès F3). Le niveau 56 contient de nombreuses ammonites resédimentées et réélaborées qui constituent une association condensée. En tenant compte de l'état de conservation des fossiles, on peut distinguer 6 associations enregistrées temporellement successives, chacune représentant un tapho-enregistrement différent (T1 à T6). La succession stratigraphique représente seulement deux épisodes de sédimentation subtidale séparés par une lacune. La succession registratique reflète une tendance à la diminution de la profondeur (depuis T1 jusqu'à T4), à la fin de laquelle se sont formés facettes ellipsoïdales et sillons annulaires sur les moules internes des ammonites soumis à la réélaboration dans des conditions intertidales (T4), suivies par un nouvel épisode d'environnements subtidaux de plate-forme (d'après Fernandez-Lopez & Gomez 1990b). *A case of the difference between facies and taphorecords. Stratigraphic data correspond to the boundary between two shallowing upwards sequences. The basal level of the upper sequence (level 56) is a calcareous wackestone with iron ooids (facies F2) overlying the wackestone with bioclasts (level 55, facies F1) and overlain by mudstone limestones with bioclasts (level 57, facies F3). The level 56 contain numerous ammonites, both resedimented and reelaborated, forming therefore a condensed association. Taking into account the preservation state of fossils, a whole of six chronologically successive associations can be distinguished, each representing a separate taphorecord (T1 to T6). The stratigraphic succession represents only two subtidal sedimentary episodes separated by a stratigraphic gap. The registratic succession reflects a trend towards shallower conditions (from T1 to T4) ending with the development of ellipsoidal facets and annular furrows on the internal moulds of ammonites submitted to reelaboration processes under intertidal conditions (T4), followed by a further episode of subtidal conditions in the platform (after Fernandez-Lopez & Gomez 1990b).*

Retallack 1984; Bayer & Seilacher 1985; Seilacher *et al.* 1985; Brett & Baird 1986; Westrop 1986; Eshet *et al.* 1988; Davis *et al.* 1989; Behrensmeyer 1991; Einsele *et al.* 1991; Kidwell & Bosence 1991; Kidwell 1991; Gomez & Fernandez-Lopez 1992; McCaffrey *et al.* 1992).

Toutefois, environnement de la fossilisation et environnement de la sédimentation sont choses différentes. La dynamique de la formation de l'enregistrement stratigraphique et celle de l'enregistrement fossile sont distinctes. Par exemple, plusieurs niveaux stratigraphiquement successifs peuvent contenir des restes de la même entité paléobiologique produits pendant le même événement du paléoenvironnement (Martill 1987; Spicer 1991) et dans un même niveau stratigraphique peuvent être condensés plusieurs éléments

produits et transformés dans des environnements différents.

A partir des fossiles d'une même séquence sédimentaire, d'un même faciès, ou d'une même couche, il est possible de distinguer deux ou plusieurs associations enregistrées, leurs relations spatio-temporelles et les paléoenvironnements de leur formation, grâce aux critères taphonomiques. Pour y arriver, les concepts de succession registratique, de tapho-enregistrement et de séquence taphonomique sont utiles (Fernandez-Lopez 1987b, 1991). Il est possible de distinguer les couches fossilifères successives qui appartiennent à une même succession stratigraphique (succession biostratigraphique) et les associations enregistrées qui sont temporellement successives (*succession registratique*, Fig. 11). Un sédiment fossili-

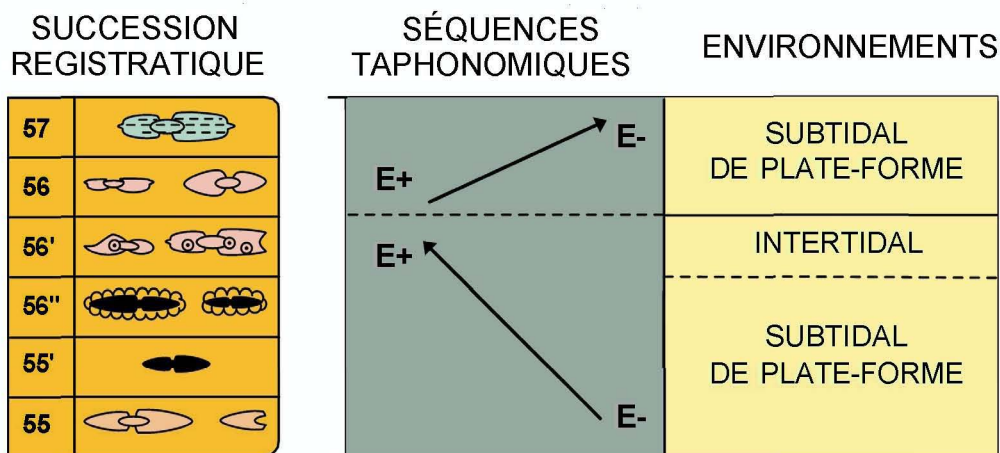


Figure 13 - La succession registratique montrée dans la figure 12 représente deux séquences taphonomiques successives de polarité opposée. La première séquence (depuis l'association 55 jusqu'à l'association 56') reflète une augmentation de l'énergie hydrodynamique du milieu et une diminution de la profondeur. La seconde séquence taphonomique (constituée par les associations 56 et 57) a été formée dans des conditions d'énergie hydrodynamique décroissante, avec passage d'environnements inter- et supratidaux jusqu'à des environnements subtidaux peu profonds. *The registratic succession showed in figure 12 represents two successive taphonomic sequences of opposite polarity. The lower sequence (from association 55 to 56') reflects a trend towards shallower conditions and an increase of the hydrodynamic energy of the sedimentary environment. The upper taphonomic sequence (associations 56 and 57) represents a decrease of the hydrodynamic energy, from inter- and supratidal towards shallow subtidal environments.*

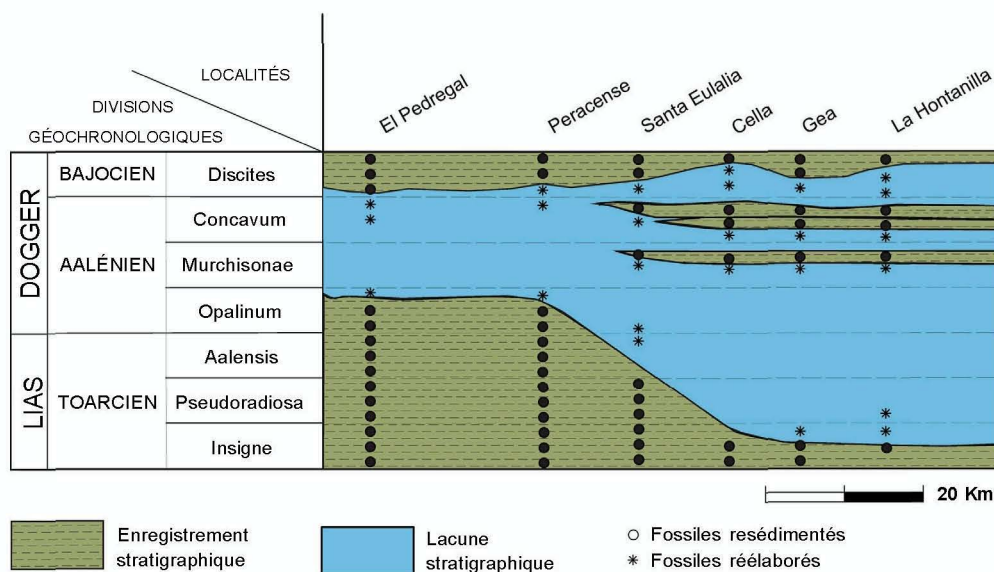


Figure 14 - Distribution chronologique de l'enregistrement stratigraphique, l'enregistrement fossile et leurs lacunes sur la plate-forme externe carbonatée du Bassin Ibérique pendant la limite Lias/Dogger. Les faciès du Toarcien supérieur et de l'Aalénien correspondent à des environnements ouverts de plate-forme externe peu profonde tandis que le faciès de l'Aalénien moyen et supérieur et du Bajocien inférieur représentent des environnements très peu profonds subtidaux à supratidaux. Dans plusieurs localités, on trouve des fossiles réélaborés caractéristiques de chronozones pour lesquelles il n'existe pas d'enregistrement stratigraphique. Certaines ammonites sont plus anciennes que les roches du niveau inférieur. Cette séquence aalénien est un exemple de condensation stratigraphique développée sur une plate-forme en milieux proximaux très peu profonds avec faible taux de sédimentation et associations condensées fréquentes (Fernandez-Lopez & Gomez 1991). *Chronostratigraphic cross section of the shallow carbonate platform in the Iberian Range during the Lias/Dogger boundary. The Upper Toarcien and Lower Aalenian sediments correspond to shallow external platform facies, whilst the Middle and Upper Aalenian and Lower Bajocien sediment represent very shallow subtidal to emerged environments. In some localities there are reworked fossils characteristic of chrono-zones of which the stratigraphic record is not present. Some ammonites are even older than the rocks of the level located immediately below. This Aalenian sequence is an example of stratigraphic condensation in a very shallow platform due to low sedimentation rates indicated by condensed fossil assemblages (Fernandez-Lopez & Gomez 1991).*

fère n'implique pas que l'environnement sédimentaire ou d'autres environnements synchrones soient pourvus des entités biologiques productrices des restes qu'il contient. En outre, au cours des phases de non-dépôt ou d'érosion, quelques éléments conservés peuvent subir des modifications (par stabilisation, transformation ou répliation) et, à la reprise de la sédimentation, ils se trouveront probablement intégrées comme particules sédimentaires à la base de la séquence suivante et même constitueront des taphons de conservabilité supérieure à celle des taphons déposés simultanément.

Un *tapho-enregistrement* est un ensemble de fossiles qui se caractérisent et se distinguent des autres par leurs caractères secondaires résultant de l'altération taphonomique. Les tapho-enregistrements comprennent des fossiles, des entités enregistrées ; ce sont des unités Paléontologiques alors que les faciès ou les unités biostratigraphiques correspondent à des couches stratigraphiques (Fig. 12).

Les tendances et les changements de l'environnement dans les bassins de sédimentation ont donné lieu non seulement à des séquences sédimentaires, mais aussi à des séquences taphonomiques. Une *séquence taphonomique* est constituée de deux entités enregistrées au moins, temporellement successives, qui diffèrent par quelques-unes de leurs propriétés résultant de l'altération taphonomique. Les variations dans les caractères secondaires des fossiles qui constituent une succession régistratique indiquent des séquences taphonomiques et sont le résultat des gradients paléoenvironnementaux (Fig. 13).

L'identification des tapho-enregistrements et des séquences taphonomiques sont d'intérêt géologique car elles permettent de mettre en évidence des séquences sédimentaires et des faciès ainsi que les conditions et les modifications des environnements passés qui n'ont pas laissé d'enregistrement stratigraphique. L'enregistrement fossile et l'enregistrement stratigraphique doivent être considérés comme deux composantes de l'enregistrement géologique, de nature différente et dissociables entre elles; donc elles doivent être interprétées de façon indépendante. Ces concepts taphonomiques ont permis de mettre en évidence dans plusieurs bassins sédimentaires des certains intervalles de maximum condensation stratigraphique formés sur les plates-formes externes en milieux proximaux pendant des épisodes de plus grande régression (Fig. 14).

CONCLUSIONS

Une taphonomie fonctionnelle, une taphonomie évolutive et une taphogéographie devraient être développées en raison de leur importance Paléontologique et aussi de leur intérêt pour la stratigraphie séquentielle, la sédimentologie, la paléogéographie et l'analyse des bassins.

Remerciements - L'auteur tient à remercier Monsieur l'Abbé Mouterde (Université Catholique de Lyon) et le Dr. Guillermo Meléndez (Dpto Paleontología, Univ. Zaragoza) pour leur aide pendant la traduction du manuscrit et leurs suggestions constructives. Ce travail a été effectué dans le cadre du projet PB92-0011 (DGICYT).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLISON P. 1988 - The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. *Paleobiology*, **14** : 139-154.
- ALLISON P. & BRIGGS E.G. 1991 - Taphonomy of non-mineralized tissues. In P. ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 25-70.
- ANDREWS P. 1990 - Owls, Caves and Fossils. British Museum, Natural History, London : 231 p.
- ASSOCIATION PALÉONTOLOGIQUE FRANÇAISE 1986 - Bio-cénoses et taphocénoses. *Bulletin du Musée National d'Histoire Naturelle de Paris*, Paris, **8** : 149-281.
- BAIRD G. C., SHABICA C. W., ANDERSON J. L. & RICHARDSON E. S. Jr. 1985 - Mazon Creek-type fossil assemblages in the U. S. midcontinent Pennsylvanian : their recurrent character and paleoenvironmental significance. *Philosophical Transactions of Royal Society, London*, B **311** : 87-99.
- BARCENA M.A. & FLORES J.A. 1990 - Distribución y microtaphonomía de las asociaciones de diatomeas de sedimentos superficiales en el sector atlántico del Océano Antártico. *Revista española de Paleontología*, **5** : 53-62.
- BATHURST R.G.C. 1966 - Boring algae, micrite envelopes and lithification of molluscan biosparites. *Geological Journal*, **5** : 15-32.
- BAYER U. & SEILACHER A. (eds.) 1985 - *Sedimentary and Evolutionary cycles*. Springer Verlag, Berlin : 465 p.
- BEHRENSMEYER A.K. 1991 - Terrestrial vertebrate accumulations. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 291-335.
- BEHRENSMEYER A.K. & HILL A.P. (eds.) 1980 - *Fossils in the Making*. Vertebrate Taphonomy and Palaeoecology. Univ. Chicago Press, Chicago : 338 p.
- BEHRENSMEYER A.K. & KIDWELL S.M. 1985 - Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, **11** : 105-119.
- BENOIT R.E. & STARKEY R.L. 1968 - Enzyme inactivation as a factor in the inhibition of decomposition of

- organic mater by tannins. *Soil Science*, **105** : 203-208.
- BJERRESKOV M. 1991 - Pyrite in Silurian graptolites from Bornholm, Denmark. *Lethaia*, **24** : 351-361.
- BOYD D.W. & NEWELL N.D. 1972 - Taphonomy and diagenesis of a Permian fossil assemblage from Wyoming. *Journal of Paleontology*, **46** : 1-14.
- BRAND U. 1989 - Aragonite-calcite transformation based on Pennsylvanian molluscs. *Geological Society of America, Bulletin*, **101** : 377-390.
- BRANDT D.S. 1989 - Taphonomic grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology. *Palaio*, **4** : 303-309.
- BRETT C.E. & BAIRD G.C. 1986 - Comparative taphonomy : a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaio*, **1** : 207-227.
- BRIGGS D.E. & CROWTHER P.R. (eds.) 1990 - *Palaeobiology. A synthesis. 3. Taphonomy*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 211-303.
- BROTHWELL D. 1987 - The bog man and the archaeology of people. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- BUTTERFIELD N.J. 1990 - Organic preservation of non-mineralizing organisms and the taphonomy of the Burgess Shale. *Paleobiology*, **16** : 272-286.
- CANFIELD D. E. & RAISWELL R. 1991a - Pyrite formation and fossil preservation. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the date locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 337-387.
- CANFIELD D. E. & RAISWELL R. 1991b - Carbonate precipitation and dissolution. Its relevance to fossil preservation. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.). *Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 411-453.
- CARSON G.A. 1991 - Silicification of fossils. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the date locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 455-499.
- CARTER B. 1987 - Megataphonomy of biogeography boundaries. *Abstracts with Programms Geological Society of America*, **19** : 613.
- CARTER B. D. & MCKINNEY M.L. 1992 - Eocene echinoids, the Suwannee Strait, and biogeographic taphonomy. *Paleobiology*, **18** : 299-325.
- CURTO J.A. 1986 - Los procesos tafonómicos de los silicoflagelados y sus implicaciones paleogeográficas. *Paleontología y Evolución*, **20** : 129-134.
- DAVIS D.J., POWELL E.N. & STANTON R.J. Jr. 1989 - Taphonomic signature as a function of environmental process : shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **72** : 317-356.
- DONOVAN S.K. 1991 - The Processes of fossilization. Belhaven Press, London : 303 p.
- DURINGER PH. 1982 - Les remplissages sédimentaires des coquilles de céphalopodes triassiques. Mécanismes et intérêt paléocéologique. *Geobios*, **15** : 125-145.
- EFREMOV J.A. 1940 - Taphonomy : new branch of paleontology. *Pan-American Geologists*, **74** : 81-93.
- EINSELE G., RICKEN W. & SEILACHER A. (eds.) 1991 - Cycles and Events in Stratigraphy. Springer-Verlag, Berlin : 955 p.
- ESHET Y., DRUCKMAN Y., COUSMINER H.L., HABIB D. & DRUGG W.S. 1988 - Reworked palynomorphs and their use in the determination of sedimentary cycles. *Geology*, **16** : 662-665.
- FERNANDEZ JALVO Y. & ANDREWS P. 1992 - Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Sciences*, **19** : 407-428.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. 1983 - La biozona Garantiana (Bajociense, Jurásico medio) en la región de Tivenys-Sierra de Cardó (Tarragona). *Estudios Geológicos*, **38** (1982) : 75-93.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. 1985 - Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica*, **19** (1984) : 105-116.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. 1987a - Necrocinesis y colonización posmortal en Bajocisphinctes (Ammonoidea) de la Cuenca Ibérica. Implicaciones paleoecológicas y paleobatimétricas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, **82** : 151-184.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. 1987b - Unidades registráticas, Biocronología y Geocronología. *Revista Española de Paleontología*, **2** : 65-85.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. 1989 - La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. In AGUIRRE E. (ed.) : *Nuevas Tendencias : Paleontología*. C.S.I.C., Madrid : 25-45.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. (coord.) 1990 - Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid : 379 p.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. 1991a - Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista española de Paleontología*, **6** (1) : 37-49.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. 1991b - Sistemas tafonómicos : función y evolución. *Revista española de Paleontología*, n Extraordinario : 21-34.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. (coord) 1992 - Conferencias de la Reunión de Tafonomía y Fosilización. Editorial Complutense, Madrid : 155 p.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. & GOMEZ J. J. 1990a - Evolution tectono-sédimentaire et genèse des associations d'Ammonites dans le secteur central du Bassin Ibérique (Espagne) pendant l'Aalénien. *Cahiers de l'Université Catholique de Lyon, série Sciences*, **4** : 39-52.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. & GOMEZ J.J. 1990b - Utilidad sedimentológica y estratigráfica de los fósiles reelaborados. In FERNANDEZ-LOPEZ S. (coord.) : Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización. Departamento de Paleontología, Univ. Madrid : 125-144.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. & GOMEZ J.J. 1990c - Facies aalenienses y bajociense, con evidencias de emersión y carstificación, en el sector central de la Cuenca Ibérica. Implicaciones paleogeográficas. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **14** : 67-111.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. & GOMEZ J.J. 1991 - Condensación : significados y aplicaciones al análisis de cuencas. *Estudios Geológicos*, **47** : 169-181.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. & MOUTERDE R. 1985 - Le Toarcien, l'Aalénien et le Bajocien dans le secteur de Tivenys : nouvelles données biostratigraphiques. *Strata*, **2** : 71-82.

- FÜRSICH F. T. & HEINBERG C. 1983 - Sedimentology, biostratigraphy, and palaeoecology of an Upper Jurassic offshore sand bar complex. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **32** : 67-95.
- FÜRSICH F.T. & OSCHMANN W. 1993 - Shell beds as tools in basin analysis : the Jurassic of Kachchh, western India. *Journal of the Geological Society of London*, **150** : 169-185.
- FUTTERER E. 1978a - Untersuchungen über die Sink- und Transportgeschwindigkeit biogener Harteile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **155** : 318-358.
- FUTTERER E. 1978b - Studien über die Einregelung, Anlagerung und Einbettung biogener Harteile in Strömungskanal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **156** : 87-131.
- GAILLARD C. 1983 - Les biohermes à spongiaires et leur environnement dans l'Oxfordien du Jura méridional. *Documents des Laboratoires Géologiques de la Faculté des Sciences de Lyon*, **90** : 1-515.
- GALL J.C. 1990 - Les voiles microbiens : leur contribution à la fossilisation des organismes au corps mou. *Lethaia*, **23** : 21-28.
- GALL J.C., BERNIER P., GAILLARD C., BARALE G., BOURSEAU J.-P., BUFFETAUT E. & WENZ S. 1985 - Influence du développement d'un voile algaire sur la sédimentation et la taphonomie des calcaires lithographiques ; exemple du gisement de Cerin (Kimmeridgien supérieur, Jura méridional français). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **301** : 547-552.
- GALL J.C. & GRAUVOGEL-STAMM L. (coord.) 1992 - Taphonomy : Processes and products. EPA Workshop, Strasbourg : 85 p.
- GARCIA J.-P., COURVILLE P., LAURIN B. & THIERRY J. 1989 - Dégénération différentielle et encroûtement des constructions à madréporaires du Callovien inférieur (Jurassique moyen) d'Étrochey (Côte d'Or). *Bulletin de la Société géologique de France*, (8), **5**, 6 : 1217-1225.
- GOMEZ J.J. & FERNANDEZ-LOPEZ S. 1992 - Secciones condensadas y máximos transgresivos : una relación equívoca. *Geogaceta*, **11** : 130-137.
- GOODWIN S. & ZEIKUS J.G. 1987 - Ecophysiological adaptations of anaerobic bacteria to low pH : analysis of anaerobic digestion in acidic bog sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, **53** : 57-64.
- HEWITT R.A. 1988 - Nautiloid shell taphonomy : interpretations based on water pressure. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63** : 15-25.
- HUANG L.C., FORSBERG C.W. & GIBBINS L.N. 1986 - Influence of external pH and fermentation products on *Clostridium acetobutylicum* intercellular pH and cellular distribution of fermentation products. *Applied and Environmental Microbiology*, **51** : 1230-1234.
- HUDSON J.D. 1982 - Pyrite in ammonite-bearing shales from the Jurassic of England and Germany. *Sedimentology*, **29** : 639-667.
- JANIN B.T. 1983 - Osnovy Tafonomii. Nedra, Moscow : 184 p.
- JONES T.P. & CHALONER W.G. 1991 - Fossil charcoal, its recognition and palaeoatmospheric significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **97** : 39-50.
- KEUPP H. 1977 - Ultrafazies und genese der Solnhofen Plattenkalke (Oberer Malm, südliche Frankenalb). *Abhandlungen der Naturhistorische Gesellschaft zu Nürnberg*, **37** : 1-128.
- KIDWELL S.M. 1983 - Stratigraphic taphonomy ; predicting occurrence, time scale and modes of formation of fossil deposits. *Abstracts with programmes Geological Society of America*, **15** : 612.
- KIDWELL S.M. 1991 - The stratigraphy of shell concentrations. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 211-290.
- KIDWELL S.M. & BAUMILLER T. 1990 - Experimental disintegration of regular echinoids : roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. *Paleobiology*, **16** : 247-271.
- KIDWELL S.M. & BEHRENSMEYER A.K. 1988 - Overview: ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63** : 1-14.
- KIDWELL S.M. & BOSENCE W.J. 1991 - Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 115-209.
- KIDWELL S.M., FÜRSICH F.T. & AIGNER TH. 1986 - Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, **1** : 228-238.
- KIDWELL S.M. & JABLONSKI D. 1983 - Taphonomic Feedback. Geological Consequence of Shell Accumulation. In TEVESZ M.J. S. & MCCALL P.L. (eds.) : *Biotic Interactions in recent and fossil benthic communities*. Plenum Press, New York : 195-248.
- KRAJEWSKY K.P. 1984 - Early diagenetic phosphate cements in the Albian condensed glauconitic limestones of the Tatra Mountains, Western Carpathians. *Sedimentology*, **31** : 443-470.
- LADD J.N. & BUTLER J.H.A. 1969 - Inhibition and stimulation of proteolytic enzyme activities by soil humic acids. *Australian Journal of Soil Research*, **7** : 253-261.
- LAWRENCE D.R. 1968 - Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geological Society of America, Bulletin*, **79** : 1315-1330.
- LAWRENCE D.R. 1979 - Taphonomy. Biostratigraphy. Diagenesis of fossils - Fossildiagenese. In FAIRBRIDGE R.W. & JABLONSKI D. (eds.) : *The Encyclopedia of Paleontology*. Hutchinson & Ross, Stroudsburg : 793-799, 99-102, 245-247.
- LEO R.F. & BARGHOORN E.S. 1976 - Silicification of wood. *Botanical Museum Leaflets*, Harvard University, **25** : 1-47.
- LILJEDAHN L. 1985 - Endolithic micro-organisms and Silicification of a bivalve fauna from the Silurian of Gotland. *Lethaia*, **19** : 267-278.
- LOGAN G.A., COLLINS M.J. & EGLINTON G. 1991 - Preservation of organic Biomolecules. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 1-24.
- LUCAS J. & PRÉVÔT L.E. 1991 - Phosphates and fossil preservation. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) :

- Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 389-409.
- MAEDA H. 1990 - Sheltered preservation : a peculiar mode of ammonite occurrence in the Cretaceous Yezo Group, Hokkaido, north Japan. *Lethaia*, **24** : 69-81.
- MALIVA R.G. & DICKSON J.A.D. 1992 - The mechanism of skeletal aragonite neomorphism : evidence from neomorphosed mollusks from the upper Purbeck Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous), southern England. *Sedimentary Geology*, **76** : 221-232.
- MARTILL D.M. 1987 - A taphonomic and diagenetic case study on partially articulated Ichthyosaur. *Palaeontology*, **30** : 543-555.
- MARTILL D.M. 1988 - Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Palaeontology*, **31** : 1-18.
- MARTILL D.M. 1990 - Macromolecular resolution of fossilized muscle tissue from an elopomorph fish. *Nature*, **346** : 171-172.
- MARTILL D.M. 1991 - Elemental mapping : a technique for investigating delicate phosphatized fossil soft tissues. *Palaeontology*, **35** : 869-874.
- MARTIN R.E. & LIDDELL W.D. 1989 - Relation of counting methods to taphonomic gradients and biofacies zonation of foraminiferal sediment assemblages. *Marine Micropaleontology*, **15** : 67-89.
- MCCAFFREY W.D., BARRON H.F., MOLYNEUX S.G. & KNELLER B.C. 1992 - Recycled acritarchs as provenance indicators : implications for Caledonian terrane reconstruction. *Geological Magazine*, **129** : 457-464.
- MELDAHL K.H. & FLESSA K.W. 1990 - Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a Recent intertidal/shallow shelf environment. *Lethaia*, **23** : 43-60.
- MORISHIMA M. 1949 - Foraminiferal thanatocoenoses of Ago Bay, Kii Peninsula, Japan. *Geological Society of America, Memoirs*, **67** : 111.
- MÜLLER A.H. 1963 - *Lehrbuch der Paläozoologie*, Band I : Allgemeine Grundlagen. C : Die Fossilisationslehre. V. G. Fischer, Jena : 17-134.
- MÜLLER A.H. 1979 - Fossilization (Taphonomy). In ROBINSON R.A. & TEICHERT C. (eds.) : Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction. Geological Society of America & University of Kansas Press, Boulder, Colorado : A2-A78.
- MÜLLER K.J. 1985 - Exceptional preservation in calcareous nodules. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B **311** : 67-73.
- NORRIS R.D. 1986 - Taphonomic gradients in shelf fossil assemblages : Pliocene Purisima formation, California. *Palaaios*, **1** : 256-270.
- OSHURKOVA M.V. 1977 - The principles and methods of facies-paleoecological studies of continental deposits containing plant remains. *Journal of Paleontology*, **11** : 233-241.
- PEDLEY M. 1992 - Freshwater (phytoherm) reefs : the role of biofilms and their bearing on marine reef cementation. *Sedimentary Geology*, **79** : 255-274.
- PINNA G. 1985 - Exceptional preservation in the Jurassic of Osteno. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B **311** : 171-180.
- PINNA G. (ed.) 1988 - La testimonianza dei fossili. *Le Scienze*, **42** : 1-96.
- POPLIN E. 1986 - Taphocoenoses et restes alimentaires de Vertébrés carnivores. *Bulletin du Musée National d'Histoire Naturelle de Paris*, **8** : 257-267.
- RESTALLACK G.J. 1984 - Completeness of the rock and fossil record : some estimates using fossil soils. *Paleobiology*, **10** : 59-78.
- RICHTER R. 1928 - Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana*, **10** : 285-292.
- ROHR D.M. & BOUCOT A.J. - 1989 - Xenomorphism, bioimmuration, and biologic substances : an example from the Cretaceous of Brazil. *Lethaia*, **22** : 213-215.
- RÜSSEL M.P. & HUELSENBECK J.P. 1988 - Experimental taphonomy of embryo preservation in a Cenozoic brooding bivalve. *Abstracts with Programms Geological Society of America*, **20** : 47-48.
- SCHÄFER W. 1972 - Ecology and paleoecology of marine environments. University of Chicago Press. Chicago : 568 p.
- SCHWARCZ H.P., HEDGES R.E.M. & IVANOVICH M. (eds.) 1989 - First International Workshop on fossil bone. *Applied Geochemistry*, **4** : 1-343.
- SCOTT A.C. & REX G. 1988 - The formation and significance of Carboniferous Coal Balls. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B311** : 123-137.
- SEILACHER A. 1973 - Biostratinomy : The sedimentology of biologically standardized particles. In GINSBURG R.N. (ed.) : *Evolving concepts in Sedimentology*. Johns Hopkins University Press, Baltimore : 159-177.
- SEILACHER A. 1979 - Constructional morphology of sand dollars. *Paleobiology*, **5** : 191-221.
- SEILACHER A. 1992 - Dynamic taphonomy : the process-related view of Fossil-Lagerstätten. In Fernandez-Lopez S. (coord.) : *Conferencias de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Editorial Complutense, Madrid : 1-379.
- SEILACHER A., REIF W. E. & WESTPHAL F. 1985 - Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B311** : 5-23.
- SIMPSON G.G. 1983 - Fossils and the history of life. 239 pp. *Scientific American Books*, New York.
- SHIPMAN P. 1981 - Life History of a Fossil. An introduction to Taphonomy and Paleoecology. Harvard University Press, Cambridge : 22 p.
- SMITH A. 1984 - Echinoid Paleobiology. G. Allen & Unwin, London : 190 p.
- SPEYER S.E. & BRETT C.E. 1984 - Comparative taphonomy of Middle Devonian trilobite beds. *Abstracts with Programms Geological Society of America*, **16** : 198.
- SPEYER S.E. & BRETT C.E. 1988 - Taphofacies models for epeiric sea environments : Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63** : 225-262.
- SPEYER S.E. & BRETT C.E. 1991 - Taphofacies controls. Background and episodic processes in fossil assemblage preservation. In ALLISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the data locked in the*

- fossil record*. Plenum Press, New York, London : 501-545.
- SPICER R.A. 1977 - The pre-depositional formation of some leaf impressions. *Palaeontology*, **20** : 9 07-912.
- SPICER R.A. 1991 - Plant taphonomic processes. In AL-LISON P. & BRIGGS E.G. (eds.) : *Taphonomy : releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London : 71-113.
- STEIN C.L. 1982 - Silica recrystallization in petrified wood. *Journal of Sedimentary Petrology*, **52** : 1277-1282.
- TAYLOR P.D. 1990 - Preservation of soft-bodied and other organisms by bioimmuration - a review. *Palaeontology*, **33** : 1-17.
- VACHARD D. & BECKARY S. 1989 - Les "tacañas", coal balls mixtes du Carbonifère de Truébano (Léon, Espagne). *Bulletin de la Société géologique de France*, **5** : 1271-1278.
- VOIGT E. 1988 - Preservation of soft tissues in the Eocene Lignite of the Geiseltal near Halle/S. *Courier Forschungsintitut Senckenberg*, **107** : 325-343.
- WEIGELT J. 1927 - Über Biostratonomie. *Der Geologe*, **42** : 1069-1076.
- WEITSCHAT W. 1986 - Phosphatisierte Ammonoideen aus der Mittleren Trias von Central Spitzbergen. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **61** : 249-279.
- WESTERMANN G.E.G. 1985 - Post-mortem descent with septal implosion in Silurian nautiloids. *Paläontologische Zeitschrift*, **59** : 79-97.
- WESTROP S.R. 1986 - Taphonomic versus ecology controls on taxonomic relative abundance patterns in tempestites. *Lethaia*, **19** : 123-132.
- WHITTINGTON H. B. & CONWAY MORRIS S. (eds.) 1985 - Extraordinary Fossil Biotas : their ecological and evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal society of London*, B, **311** : 1-192.
- WILLEMS H. & WUTTKE M. 1987 - Lithogenese lakustri-ner Dolomite und mikrobiell induzierte "Weichteil-Erhaltung" bei Tetrapoden des Unter-Rotligegenden (Perm, Saar-Nahe-Becken, SW-Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **174** : 213-238.
- WILSON M.V.H. 1988 - Taphonomic processes : information loss and information gain. *Geoscience Canada*, **15** : 131-148.

S. FERNÁNDEZ-LÓPEZ

Departamento de Paleontología
Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) e Instituto de
Geología Económica (UCM-CSIC)
28040 Madrid, Spain